Zur ökologischen Bedeutung der Flügel der Dipterocarpaceen-Früchte.

Von

Hermann Dingler.

Mit Taf. I.

Die mächtigen häutigen Anhängsel oder »Flügel« der meisten Dipteroarpaceenfrüchte dürften ökologisch wohl nicht bedeutungslos sein. Die
Fildung ist zu auffallend und wird mit nicht unbedeutendem Material- und
Wachstumsaufwand erzeugt. Sie hat sich bei einem großen Teil der Familie jedenfalls seit tertiären Zeiten konserviert. In der Regel dienen
Flügel« als Flugapparate, doch könnten auch andere Funktionen in Frage
Lommen.

Außer einzelnen gelegentlichen Bemerkungen, welche in der Literatur erstreut sich finden, war mir bis in die neueste Zeit nichts bekannt geworden über ihre Funktion. Leider war mir auch der Inhalt einer hübschen Abhandlung vom Jahre 1902 von G. E. Mattel »Aeronautica vegetale« lurch einen unglücklichen Zufall unbekannt geblieben 1). Der Autor bespricht darin neben den hauptsächlichsten sonstigen pflanzlichen Flugauszüstungen und ihren Wirkungen auch die der 2-flügeligen Früchte von Dipterocarpus und Gyrocarpus in origineller Weise. Ob er eigene Versuche damit gemacht hat, geht aus der Schrift nicht hervor.

Als ich mich in den Jahren 1886—1889 mit Versuchen über die Art der Bewegung der pflanzlichen Flugorgane und ihre Leistungen beschäftigte, hatte ich mich vergebens bemüht, brauchbare Exemplare von Dipterocarpaceenfrüchten zu erlangen. Infolgedessen erwähnte ich sie in meiner Arbeit nur ganz kurz. Das mir damals bekannt gewordene Material, zwei-

⁴⁾ Estratto del »Bulletino dell' Orto Botanico«, Tomo I, Fasc. 3, Napoli 1902, 22 S. 8º mit 25 Fig. im Text. Die 2-flügeligen Früchte werden auf S. 47—49 unter dem Titel »Megalopteri« (Tipo Dipterocarpico) abgehandelt und eine verkleinerte Abbildung einer Dipterocarpus-Frucht gegeben. Leider ist mir erst jetzt Gelegenheit gegeben, dem geehrten Verfasser für die freundliche Übersendung seiner Arbeit allzusehr verspätet zu danken.

flügelige Formen, näherte sich in Umriß, Flächen- und Gewichtsverteilung einigermaßen den betreffenden Verhältnissen bei den Eschenfrüchten, welche ich eingehender studiert hatte und welche den XI. Haupttypus (*der Schraubendrehflieger«) meiner Einteilung bilden. So vermutete ich eine ähnliche Funktionsweise¹).

Auf einer Tropenreise im Jahre 1909 stand auf meinem Arbeitsprogramm auch die möglichste Klarstellung der Bedeutung der Dipterocarpaceenflügel. Verschiedene Umstände ließen mich leider nicht dazu kommen, meine Absichten auszuführen. Die Zeit eines Aufenthaltes in dem an Dipterocarpaceen reichen Cevlon fiel zunächst nicht in die Reifezeit der bei weitem meisten und gerade der charakteristischsten Früchte. Auch war mir unbekannt geblieben, daß die Dipterocarpaceen zum Teil nur periodisch. mit Intervallen von bis zu sechs Jahren Frucht tragen. Im übrigen war Material, welches nur einigermaßen genügt hätte, auch in Ceylon nicht vorhanden. So zahlreich Dipterocarpaceen im Garten von Peradeniya kultiviert werden, so wurden im Herbst 1909 doch überhaupt nur zweierlei Früchte reif: solche von Vateria acuminata Hayne und von Doona ceulanica Thw. Erstere sind, eine der wenigen Ausnahmen, sehr große, schwere, flügellose »Nüsse«2) und letztere sind leichte Früchte mit drei bogig nach außen gekrümmten und ein wenig (gleichsinnig) gedrehten Flügeln, welche einem weit verbreiteten Typus, dem der Schirmslieger (VII. Haupttypus meiner Einteilung) angehören, deren Funktion und Leistungsfähigkeit als Flugorgane nichts besonders Bemerkenswertes boten. reifen Früchte hingen in Massen am Baum. Es wurden einige Fallversuche an einem windstillen Septemberabend von dem Dache des Rasthauses in Peradeniya aus einer Fallhöhe von 3,6 m gemacht. Die Fallzeit schwankte hei zehn Versuchsorganen zwischen 1.8 und 2 Sekunden. Die von den Flügeln befreiten Nüsse durchfielen dagegen in 4,4 Sek. die gleiche Strecke, was also einer durch die Flügel bedingten Fallverlangsamung um 0,7-0.9 Sek, entsprach. Wenn auch bei höheren Fallräumen (die nicht zur Verfügung standen) wohl noch eine geringe Zunahme der Fallgeschwindigkeit eingetreten wäre, so genügten die Versuche doch zum Beweis der Funktionsfähigkeit der Flügel. Der Fall vollzog sich unter mäßig raschen horizontalen Drehungen der sich bei freiem Fall sofort mit ihrer Medianachse lotrecht mit der länglichen Nuß nach unten einstellenden Früchte. Die Horizontaldrehungen um die mediane Längsachse werden durch die

¹⁾ Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane«. München 1889, S. 228.

²⁾ Im Sinne der üblichen botanischen Terminologie. Ich benutze in diesen Zeilen im übrigen das Wort Nuß ähnlich wie in meinem zitierten Buche als kurzen Ausdruck für die beim Flug transportierte Last im Gegensatz zu dem Flugapparat, den Flügeln. Der Kelchteil, welcher die eigentliche Frucht umhüllt (sei es der untere Teil der Kelchzipfel oder eine Kelchröhre) um das verhältnismäßig schwache Perikarp verstärkt, gehört zur Nuß. Die Flügel sind ausgewachsene Kelchzipfel.

schwache gleichsinnige Drehung der Flügel bedingt, welche horizontale Drehkräfte des Luftwiderstandes auslösen, indessen haben sie keinen Einfluß auf die Fallgeschwindigkeit. Minimale kaum fühlbare Luftströmungen, welche zeitweilig auftraten, genügten, die Früchte bis zu 150 cm von der lotrechten Bahnrichtung abzutreiben, wogegen die flügellosen Nüsse um höchstens 8—10 cm abgetrieben wurden. Es geht daraus hervor, daß die Früchte von Doona zeylanica durch den Wind leicht auf größere Entfernungen vertragen werden können, um so mehr, da sie an hochwüchsigen Bäumen reifen.

Damit war das Material, welches ich an Ort und Stelle prüfen konnte, erschöpft. Meinem Ersuchen um Dipterocarpaceenfrüchte kam aber Herr Direktor Willis im Mai des folgenden Jahres in freundlichster Weise nach, indem er mir unter anderem Früchte von vier Arten übersenden ließ, und zwar von zwei Shorea-Arten, einer Hopea und einem Dipterocarpus. Ich prüfte sie sofort nach Empfang auf ihre Fallgeschwindigkeit und ihr Verhalten und wiederholte die Versuche in neuerer Zeit nochmals zur Kontrolle.

Von den vier Fruchtformen schied eine, Shorea stipularis Thw., infolge ungenügenden Materials nach einigen Versuchen aus. Die Früchte haben eine schwere Nuß und fünf verhältnißmäßig kurze Flügel. Ob sie den Fall so weit zu verlangsamen vermögen, daß sie, abgesehen von stürmischen Winden, auch von kräftigen mittelstarken Luftströmungen vertragen werden können, erscheint nicht sicher. Vielleicht liegt hier der später etwas näher zu erörternde Fall vor, daß die Flügel mehr als Schutzhülle für den Keimling wie als Flugapparat zu dienen geeignet sind. Die zweite Shorea 1) schließt sich im Verhalten am nächsten an die in Ceylon geprüfte Doona ceylanica an. Sie ist, wie diese, von geringem Gewicht und besitzt, wie alle Arten der Gattung Shorea, drei größere (ca. 6 cm lang und 1 cm breit), ziemlich stark und zwar (bei vorliegenden Exemplaren) meist alle nach einer Seite gebogene, und zwei kleinere (ca. 3 cm lang und 0,3-0,4 cm breit) schwach gebogene Flügel. Zwei Exemplare a u. b wogen 0,374 und 0,431 gr und durchfielen bei ruhiger Luft einen Fallraum von 6 m: a in 3,43 Sek. und b in 2,76 und 2,57 Sek.2). Der ansehnlich verlangsamte Fall, welchem eine Fallgeschwindigkeit einer 0,294 gr. wiegenden entflügelten Nuß mit 1,29 Sek. gegenübersteht, ging unter ziemlich raschen Horizontaldrehungen und zwar unter Schiefstellung der Längsachse um ca. 25° vor sich. Keines der geprüften Organe nahm die Bewegungsform des Eschentypus an. Achsenstabilität war nicht vorhanden. Die Bewegung näherte sich, abgesehen von der Horizontaldrehung, welche

¹⁾ Deren Etikette fehlte. Vielleicht ist es Sh. oblongifolia Thw.

²⁾ Zur Methode der Messung und dem Wert der Sekundenbruchteile Näheres später im Text.

durch etwas schiefe Flügelstellung bedingt ist, ebenfalls der des Schirmfliegertypus. Über die Bedeutung der Flügel als Flugapparate konnte auch in diesem Falle kein Zweifel sein.

Die Früchte der »Hopea faginea«1) besitzen nur zwei Flügel. Drei der Kelchzipfel vergrößern sich überhaupt nicht und bleiben dauernd an die leichte und kleine rundliche Nuß angedrückt. Die Flügel sind ca. 4 cm lang und etwas über der Mitte ca. 4 cm breit, meist mit ihren oberen Flächen nahe aneinander gerückt, so daß sie gewissermaßen nur einen einzigen Flügel darstellen. In anderen Fällen sind sie aber auch etwas nach außen gebogen, so daß sie einen Fallschirmausschnitt bilden. Wieder andere zeigen ihre Flügelbasis bis zur Berührung zueinander gebogen und den ganzen übrigen Teil flach und gewissermaßen in einer Ebene liegend. aber in dieser Ebene etwas spreizend. Ein Exemplar der letzteren Form wog 4,414 gr. und ergab auf 6 m Fallhöhe 3,43; 3,34 und 3,5 Sek, Fallzeit. Ein zweites Versuchsorgan, welches etwas auswärts gebogene Flügel besaß, ergab Fallzeiten, welche zwischen 3,5 und 3,66 Sek, schwankten. Die Früchte drehten sich beim Fall ziemlich rasch, doch konnte ich mich mit spezielleren Versuchen über die Art der Bewegung nicht abgeben. Fallverlangsamung durch die Funktion der Flügel war so bedeutend, daß auch hier keine Zweifel an dem Charakter der Früchte als Flugorgane entstehen konnten.

Früchte der gleichen Art konnten sich aber auch anders verhalten. Sie taten es bei ganz geraden, einander anliegenden oder genähert parallelen Flügeln. So ging ein Exemplar beim Fallenlassen meist rasch in die sehr komplizierte Bewegungsform des XI. Typus der Schraubendrehflieger, wozu die Eschenfrüchte gehören, über und zeigte dann regelmäßig die Fallzeit von 2,24 Sek, für 6 m Fallhöhe, wogegen es aus lotrechter Stellung mit der Nuß nach unten manchmal auch wie ein Pfeil in 1,29 Sek. senkrecht ohne Drehung abwärts schoß. Es fiel dann mit der gleichen Geschwindigkeit wie eine von den Flügeln befreite Nuß. Ein zweites Exemplar von ähnlicher Form, aber mit sich nicht berührenden, sondern ca. 2¹/₂—3 mm voneinander abstehenden Flügeln schwankte in seinen Leistungen auffallend und gab Fallzeiten von 1,47; 1,84 und 2,58 Sek. letzten beiden Zeiten wurden erreicht unter Drehungen nach dem XI. Typus. Die Unterschiede beruhten auf verschieden rascher Einstellung in die Drehlage infolge der nicht immer genau gleichen Ausgangsstellung beim Fallenlassen und auch wohl durch kleinere Unterschiede in der Stellung oder Biegung der sehr schwachen Flügel. Auch diese Früchte sind ausgesprochene Flugorgane.

Alle bis jetzt geprüften Früchte gehörten zu den kleinen und leichten. Wir wenden uns nun zu der vierten übersandten Form, einer schwerfrüch-

¹⁾ Der Name, unter welchem ich die Früchte erhielt.

tigen Dinterocarpus-Art, dem in Ceylon häufigen D. zeylanicus Thw. Die Früchte waren leider noch nicht ganz ausgewachsen, wenn auch der Reife sehr nahe. Wie bei Shorea vergrößern sich auch hier alle Kelchzipfel nach der Blüte, aber nur zwei, der erste und der dritte wachsen bedeutend 1). Die übrigen drei erreichen nur geringe Größe. Die stärksten der annähernd kugeligen Nüsse, welche von der Kelchröhre dicht umschlossen sind, hatten mit dieser 2.4 cm Durchmesser. Die zwei großen Flügel von linealer, an den Enden abgerundeter Gestalt maßen je 15-16 cm in der Länge und 2,5-3 cm in der Breite. Die drei kleinen Flügel waren ca. 2,2-2,5 cm lang und ca. 4,5—4,7 cm breit und von etwa eiförmig-elliptischem Umriß. Alle fünf Flügel stehen senkrecht oder annähernd senkrecht auf dem Kugelkreis, welchen ihre Insertionslinie im oberen Nußteil einschließt. Die drei kleinen schließen die Lücken zwischen den Rändern der beiden großen Flügel und umhüllen so, zusammen mit der Basis der großen Flügel, den obersten zugespitzten Teil der eigentlichen Frucht, aus welcher der Keimling hervortritt. Diese Einrichtung legt den Gedanken nahe, daß die Flügel eine Schutzhülle für die ersten Keimungsstadien bilden könnten. Freilich wäre damit allein die ungeheure Verlängerung der großen Flügel kaum zu begreifen.

Auffallend ist an den mir vorliegenden Früchten des Dipterocarpus zeylanicus die, soweit mir bekannt, sonst nicht angegebene, ca. 0,6—1,0 cm lange, eine aufgesetzte Spitze darstellende schlank-kegelförmige Verlängerung der Basis, welche bei beschleunigtem senkrechten Fall ein Eindringen der fallenden schweren Nuß in weichen Boden begünstigen muß. Die Vorstellung einer möglichen Kombination der beiden letztgenannten Funktionen dürfte wohl keinem Widerspruch begegnen.

Anders steht es aber mit der im Grunde nächstliegenden Annahme einer Funktion der beiden riesigen Flügel als Flugapparat. Zum Eindringen in die Erde gehört beschleunigter senkrechter oder annähernd senkrechter Fall in aufrechter Stellung. Ein Flugapparat aber müßte den Fall abschwächen. Die nicht selten dicht genäherte Stellung der in vielen Fällen ebenen Flügel, welche auch öfter, wie bei Hopea, ihre Flächen aneinanderlegen und gewissermaßen in ein- und derselben Ebene etwas spreizen, führt so in Verbindung mit der Ausbildung der verlängerten Nußspitze unwillkürlich zu dem Gedanken, daß der mächtige Flügelapparat vielleicht auch dazu dienen könnte, die Nußspitze in ihrer beim lotrechten Fall vorausschreitenden Stellung zu sichern. Der Vergleich mit der beiderseitigen Fiederung des hinteren Endes eines Pfeiles liegt nahe.

In anderen Fällen waren die beiden großen Flügel aber etwas — mehr oder weniger — gebogen und zwar senkrecht zu ihrer Fläche, bald in entgegengesetzter Richtung, bald aber auch in gleicher. Auch abnorme, offenbar pathologische Verkrümmungen infolge ungleichen Wachstums kommen

⁴⁾ Nach Eichler, »Blütendiagramme« II, S. 262, die zwei genetisch ersten.

vor, doch berühren sie uns hier nicht. In manchen Fällen sind auch sichtlich am Baume schon vorhanden gewesene, ziemlich bedeutende Krümmungen in fallschirmartiger Auswärtsbiegung gegeben.

Was die Verteilung des Gewichtes auf Nuß und Flügel angeht, so wog z.B. eine gut ausgebildete Frucht mit Flügeln 4,224 gr, wovon auf die Nuß 3,012 und auf die großen Flügel 4,209 kamen. Das Gewicht der drei kleinen Flügel ist dabei der Nuß zugerechnet. Die schwerste gewogene Frucht ergab mit Flügeln 5,42 gr.

Um das Verhalten der Organe im Fall und zugleich ihre Fallgeschwindigkeit zu prüfen, wurde eine Reihe von Versuchen angestellt. Die Art des Fallens ist sehr verschieden. Im ganzen ist sie ähnlich wie bei den 2-flügeligen Früchten von »Hopea faginea«. Die Früchte können sowohl ohne Drehung in lotrechter Stellung, mit der schweren Nuß nach abwärts gerichtet, fallen, als auch verschiedene Stellungen und Bewegungen annehmen, insbesondere beschleunigte Drehungen und mehr oder weniger spiralige Bahnen. Letzteres geschieht am raschesten beim Fall aus umgekehrter Fallstellung, mit den Flügeln nach unten und der Nuß nach oben gerichtet, oder aus Schieflagen. Solche Stellungen sind auch die natürlichen im reifen Fruchtstand. Beim Fall aus solchen Stellungen tritt nach anfangs beschleunigter Fallgeschwindigkeit in der Regel am raschesten Verzögerung ein. Auf die Art der Bewegung kann ich hier nicht weiter eingehen, es soll nur die prinzipielle Frage zu beantworten versucht werden, ob die Flügel imstande sind, für beträchtlichere Fallverzögerung und damit Ausnützung horizontaler Luftströme etwas zu leisten.

Die Fallversuche wurden in ähnlicher Weise wie bei meinen früheren Versuchen angestellt. Die Zeitmessungen geschahen mit einer gut gehenden Uhr, deren Tickschläge laut und deutlich vernehmbar waren. Eingehende Kontrollversuche, welche auf Grund früherer Erfahrungen unter Vergleich mit einer zweiten zuverlässigen Uhr gemacht wurden, ergaben 164 Tickschläge auf eine halbe Minute, also, da mit 4 die Zählung begonnen wurde, 163 kleine Zeitintervalle und demnach für je 1 Sekunde 5,43 Intervalle. Das Versuchsobjekt wurde auf den Tickschlag 1 fallen gelassen und die folgenden Tickschläge (immer bis 8, dann wieder von vorn an) laut mitgezählt bis zum Auftreffen des Objektes auf den Boden. Zur Kontrolle gegen Irrtümer zählte eine zweite assistierende Person, welche unten in der Nähe der Aufschlagstelle beobachtete, um den Moment des Aufschlages genau festzustellen, mit. Die Zahl der Tickschläge minus 4, geteilt durch 5,43, ergab die Fallzeit in Sekunden. Diese Methode genügt für den vorliegenden Zweck. Meine Frau, welche mich auch bei meinen früheren Studien an Flugorganen unterstützt hatte, übernahm die Kontrolle.

Die zweiten Dezimalstellen in den Fallzeiten ergaben sich aus der Reduktion der beobachteten Tickschlagzahlen auf Sekunden. Sie machen natürlich keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit. Doch führe ich sie,

Zur ökologischen Bedeutung der Flügel der Dipterocarpaceen-Früchte.

Differenz zwischen	den größten Fall- zeiten auf 6 m und 9 m in Sek.		2,03	2,12	1,02	1,49	3,34	1,47	1,14	1,48	1,47	0,19	0,37
	den größten Fall- zeiten auf 6 m und den kleinsten Fall- zeiten auf 9 m in Sek.		4,85	0,2	0,93	84,0	2,02	0,74	0,18	4,4	1,29	0,19	0,37
	den kleinsten Fall- zeiten auf 6 m und 9 m in Sek.		2,4	0,29	0,93	0,48	2,03	0,92	0,55	1,1	1,29	0,19	0,37
Fallzeiten in Sekunden	auf 9 m Fallhöhe	П. III. IV. V. VI. VII. VIII. IX.	89.68	1,84 2,03 2,21 2,21 2,76 2,76 3,5		1,84 2,03 2,24 2,39 2,59 2,59 5,15(?) 5,74(?)	4,6 4,78 4,78 4,78 5,52	2,59 2,76 2,76	2,24 2,58	3,68	3,13	On 61	1,67
		ı.	3,5	4,58								1.29	1,47
	auf 6 m Fallhöhe	II. III.	1,65	_		, F.	2,21		Ì			1.4	4,4 4,4
		Versuo	1.4	2. 1.29							9. 1,84	10. 4.4	1,4

um Willkür zu vermeiden, an. Die Resultate der Versuche mit *Doona zeylanica*, welche ich ohne kontrollierende Assistenz in Ceylon ausführte, sind annähernd richtig. Sie wurden oft genug wiederholt, um gröbere Fehler auszuschließen.

Ein geeigneter Raum für 6 m Fallhöhe fand sich in einem höheren Saal. Außerdem wurden bei windstillem Wetter Fallversuche von dem Balkon (6 m) und einem Fenster des Mansardenstockes eines Privathauses (9 m) im Freien gemacht. Die Resultate finden sich in der folgenden Tabelle. Die neun bestentwickelten Früchte wurden benutzt und unter Nr. 40 und 44 wurden zum Vergleich ein paar Fallversuche mit zwei Nüssen angeführt. Nr. 40 war die ganz flügellose Nuß des Versuchsorgans Nr. 4, dessen fünf Flügel an der verschmälerten Stelle ihrer Basis abgebrochen waren. Bei Nr. 44, der Nuß des Versuchsorgans Nr. 3, waren nur die beiden großen Flügel abgebrochen, während die drei kleinen noch festsaßen. Letztere zeigten bei diesen Versuchen für sich allein einen sehr geringen Einfluß auf die Fallgeschwindigkeit, so daß der Unterschied bei 6 m Fallhöhe noch nicht zur Erscheinung kam und erst bei 9 m sich bemerklich machte.

Die Zahl der für die Messung der Fallzeit genau beobachteten Fallversuche für jede Frucht betrug, abgesehen von zahlreichen Vorversuchen, zwischen 4 und 41. Sie war ungleich, weil einige Früchte bei wiederholtem schweren Auffallen auf zu hartem Boden Schaden nahmen, indem ein oder auch gleichzeitig beide großen Flügel an ihrer Basis abbrachen

Die z. T. sehr ungleichen Fallzeiten sind für die einzelnen Objekte nach zunehmender Größe angeordnet. Zwei auffallend hohe, von den übrigen des betreffenden Versuchsorgans (Nr. 4) stark abweichende Zahlen wurden zwar — weil anscheinend einwandfrei erhalten — in die Tabelle eingefügt, aber mit Fragezeichen versehen und für die das Hauptresultat anzeigenden Differenzen nicht benutzt. Die angewendete Art der letzteren rechtfertigt sich wohl von selbst ohne weitere Erklärung. Sie genügt jedenfalls für vorliegenden Zweck.

Es ist zunächst überraschend, welche enormen Unterschiede in den Fallgeschwindigkeiten sich ergaben, nicht nur bei verschiedenen Früchten, sondern auch bei der gleichen Frucht in verschiedenen Versuchen. Das wesentliche Resultat ist, daß sich häufig sehr ansehnliche Fallverzögerungen herausstellten. Im einzelnen ist namentlich folgendes zu bemerken: Bei 6 m Fallhöhe sieht man in vier Fällen (1, 3, 4, 7) beschleunigte Fallgeschwindigkeiten von 1,4 Sek. Fallzeit. Diese größte beobachtete Geschwindigkeit entsprach dem beschleunigten Fall in lotrechter Richtung mit abwärts gekehrter Nußspitze ohne oder höchstens mit langsamen Horizontal-Drehungen um die lotrechte Medianachse. Die am Schlusse der Tabelle unter Nr. 10 und 11 angegebenen Fallzeiten der flügellosen Nüsse waren

in allen Fällen genau die gleichen. Für die Fallhöhe von 6 m hat also der Besitz der Flügel in diesen Fällen keine Verzögerung bewirkt.

In anderen Fällen entstehen dagegen innerhalb des gleichen Fallraumes, manchmal sogar bei dem gleichen Objekt, ansehnliche Verzögerungen, welche bei Nr. 1 0,55 Sekunden betragen. Dieser Fall tritt ein, wenn die Frucht in verkehrter oder schiefer Lage fallen gelassen wird. Freilich auch manchmal aus »aufrechter Fallstellung«, und zwar aus verschiedenen nicht immer ganz sicherzustellenden Gründen. Es kommen namentlich in Betracht unbeabsichtigte, nicht bemerkte geringe Schiefstellungen, kleine während der Versuche eintretende Veränderungen an den Flügeln, besonders auch in ihrer Elastizität, momentaner, kaum zu bemerkender lokaler Luftzug usw. Manche Früchte durchfallen die 6 m auch aus aufrechter Stellung, ohne große Beschleunigung zu erlangen, mit sehr rasch sich mindernder Geschwindigkeit. So verhielten sich 5, 8 und 9. Es sind das Früchte, welche infolge etwas spreizender und dadurch ihre Fläche vergrößernder Flügelstellungen oder infolge von Flügelkrümmungen, beim Fall drehende Kräfte des Luftwiderstandes zur Wirkung kommen lassen. Diese nötigen ihnen aber Lagen auf, welche weitere stärkere Drehkräfte erzeugen, die fallverzögernd wirken.

Bei der Fallbewegung durch höhere Fallräume, also hier bei Zunahme der Fallhöhe von 6 m auf 9 m und somit nur um die Hälfte der früheren Höhe, zeigt sich das wichtige Resultat, daß die Fallzeiten für die letzten 3 m meist unverhältnismäßig wachsen.

Für die Nummern 2, 4 und 7 wechselt die Differenz bei den verschiedenen Versuchen zwischen beschleunigter, gleichbleibender und bedeutend verlangsamter Fallgeschwindigkeit. Bei Nr. 4 z. B. beträgt sie in einem Fall (I. Reihe) 0,48, also rund ½ Sekunde. Die Geschwindigkeit blieb also in den letzten 3 m Fallraum nahezu gleich. In einem anderen Falle (II. Reihe) betrug sie 0,74, also rund ¾ Sekunde, und zeigt hier schon eine wesentliche Geschwindigkeitsabnahme. In allen folgenden Versuchen (III. bis VII. Reihe) war die Fallzeit für die letzten 3 m nahezu ebenso groß bis weit größer als die Fallzeit für die ersten 6 m. Mit der Differenz von 4,49 Sek. (VI. und VII. Versuch) erreichte das Versuchsobjekt sogar eine um rund die Hälfte höhere Fallzeit, was für 6 m Höhe rund 3 Sekunden, also der dreifachen Fallzeit entsprechen würde.

Bei den Versuchsobjekten Nr. 4 und 5 übertraf die Differenz jedesmal oder zumeist die Fallzeit für die ersten 6 m, und bei allen übrigen (Nr. 3, 6, 8, 9) ist in den letzten 3 m mit wenigen Ausnahmen die Fallgeschwindigkeit mindestens gleich und meist wesentlich geringer. Ich verzichte aber darauf, alle einzelnen Angaben der Tabelle hier zu behandeln. Das allgemeine Verhalten entspricht der alten Erfahrung, daß verhältnismäßig schwere Früchte einen hohen Fallraum beanspruchen, um ihren Flugapparat überhaupt zur Wirkung kommen zu lassen.

Andererseits behielt ein kleiner Teil der Früchte bei einigen Versuchen mit Fallenlassen in aufrechter Stellung auch durch den höheren Fallraum die gleiche Geschwindigkeit bei, bzw. beschleunigte sie noch weiter. Die Frage, ob bei noch höheren Fallräumen nicht schließlich doch ein Übergang zur Verlangsamung der Fallgeschwindigkeit stattfinden würde, wie mir wahrscheinlich erscheint, kann ich leider zurzeit nicht beantworten. Höhere kontrollierbare Fallräume standen mir nicht zur Verfügung.

In alten urwaldartigen Beständen zwischen Galle und Hiniduma in Südcevlon, wo Dipterocarpaceen zahlreich vorhanden sind, schätzte ich die Höhen starker Bäume, welche mein sachkundiger Begleiter als zu dieser Familie gehörig bezeichnete, auf 30-40 m. Ob sie freilich gerade zu Dipterocarpus zeulanicus gehörten, wußte mein Gewährsmann nicht. Die enorm hoch angesetzten Kronen, welche hoch und frei über das dichte niedrige Unterholz und niedrigere Bäume hervorragten, waren unerreichbar. Es paßte auf sie die Charakteristik, welche Trimen in seiner Flora von Ceylon für die genannte Art gibt: »a very tall tree with straight erect trunk, branching mostly near the top«1). Beim Fall aus solchen Höhen von 25 bis vielleicht 40 m kann ein Flügelapparat schon hoch über dem Unterholz in Tätigkeit treten und längst ausgenützt werden, bis dieses erreicht wird. Hier ist seine Tätigkeit zu Ende und es kommt nur noch darauf an, das niedrigere Holz und das Gestrüpp von dornigen, kletternden Stämmchen, von niedrigen Baumfarnen usw. zu durchschlagen, um in den weichen, morastig-humosen Boden einzudringen.

Nach dem Ergebnis meiner Versuche dürften Dipterocarpus zeylanicus-Früchte von gleicher oder ähnlicher Ausbildung und ähnlichem oder auch noch wesentlich höherem Gewicht, beim freien Fall aus größeren Höhen, wie sie die eben angeführten Waldbäume bieten, wohl befähigt sein, von einigermaßen kräftigen Winden mehrmals soweit vertragen zu werden, wie sich ihre Ursprungsstätte über dem Boden befindet. In dieser Befähigung liegt aber, wenn kein anderer Ferntransport möglich ist, zweifellos ein Vorteil für die Artverbreitung, und eine Bemerkung eines englischen Autors, welche etwa lautete, daß die Dipterocarpus-Flügel keine praktische Bedeutung hätten²), dürfte wenigstens im vorliegenden Falle nicht begründet sein. Übrigens ergaben einige Fallversuche bei schwächerer Luftbewegung auf 9 m Fallraum bereits Abweichungen bis zu $3^{1}/_{2}$ m vom Lot.

Es lag nicht in meiner Absicht, hier spezielle Leistungsgrößen in der Ausnutzung des Luftwiderstandes zu berechnen, wie ich es früher für Beispiele der Haupttypen der pflanzlichen Flugorgane versucht habe. Zum

^{4) »}Handbook of the Flora of Ceylon«. London 1893, Bd. I. S. 1144. — In Engler u. Prantl l. c., S. 237, gibt Brandls für *D. turbinatus* Gärtn. f. Höhen bis zu 60 m (Abbild. Fig. 1419, K) an. Sogar noch bedeutendere Höhen werden für manche Arten angegeben.

²⁾ Leider kann ich die einmal gelesene Angabe in der Literatur nicht mehr auffinden.

Vergleich der beobachteten Fallgeschwindigkeiten mit früher gefundenen will ich aber doch ein Beispiel anführen. Die zu meinem VII: Typus der »Schirmflieger« gehörige Asterocephalus-Achäne, deren Charakter als Flugorgan nie bezweifelt wurde, durchfiel z. B. einen Fallraum von 6 m in 2.2 Sek., hiervon die letzten 3 m in 0,8 Sek., so daß auf 1 m Fallraum 0,26 Sek, treffen. Demgegenüber beträgt die Fallzeit beispielsweise des zweiten Versuchsorgans der Tabelle beim Fall durch die letzten 3 m. nämlich mit dem 7. bis durch den 9. m. mindestens 3.5 - 4.38 = 2.12 Sek. was für jeden Meter 0,7 Sekunden ergibt. Dabei wird letztere Fallzeit unter allmählicher Zunahme erreicht und stellt wahrscheinlich noch nicht einmal die höchstmögliche dar. Die Fallzeit von Asterocephalus dagegen beträgt nur 1/3 hiervon und kommt unter zunehmender Beschleunigung zustande als endgültige oder nahezu endgültige. Eine neuerliche Verzögerung der Fallgeschwindigkeit ist nach dem Bau der Organe und ihrem Verhalten beim Fall ausgeschlossen, abgesehen von der theoretisch wahrscheinlichen, aber praktisch bedeutungslosen, minimalen und momentanen Verminderung ihrer infolge der lebendigen Kraft erlangten zeitweiligen Übergeschwindigkeit.

Ich komme zu einem Endüberblick über das Gesamtresultat vorstehender Versuche und Erwägungen und will dabei zugleich einige für die ganze Frage nicht unwesentliche Punkte wenigstens berühren. Die geflügelten Dipterocarpaceenfrüchte sind, soweit nach dem zu Versuchen zur Verfügung stehenden Material gefolgert werden kann, Flugorgane von größerer oder geringerer Leistungsfähigkeit. Die dreierlei geprüften Formen von geringem Gewicht aus den Gattungen Doona, Shorea und Hopea funktionieren recht gut und sind befähigt, auch bei mäßigen Windstärken auf größere Entfernungen vertragen zu werden. Die Bewegungsformen der mehrflügeligen Früchte sind die der Schirmflieger (VII. Haupttypus). Die der 2-flügeligen sind verschieden, je nach der Stellung und der Krümmung der Flügel. Sie schließen sich z. T. dem VII. Haupttypus an, zum Teil dem XI. und unter gewissen Umständen scheinen auch Bewegungen vorzukommen, welche sich dem XII. Haupttypus (»Schraubenflieger«) nähern.

Was die gewichtigeren Formen mit Nüssen von mindestens mehreren Gramm Gewicht angeht, so ist wenigstens für Dipterocarpus xeylanicus gezeigt, daß die Wirkung der zwei großen Flügel meist schon beim Fall aus einer über 6 m betragenden Höhe eine hinreichende Verzögerung bewirkt, daß kräftigere Winde sie in horizontaler Richtung eine gewisse Strecke transportieren können. Die zurücklegbaren horizontalen Entfernungen dürften leicht mehrmals so groß sein als die Höhe ihrer Geburtsstätte über dem Boden beträgt. Damit erwächst ökologisch der Art ansehnlicher Nutzen.

Daß sehr starke Winde von 20 Sekundenmetern und mehr oder gar Stürme (Orkane, Zyklone) von 40 Sekundenmetern und noch größerer Geschwindigkeit auch weit schwerere, in bedeutender Höhe über dem Boden gereifte Früchte vertragen können, ist nicht zu bezweifeln, wenn auch direkte Beobachtungen meines Wissens nicht vorliegen. Zweifelhaft ist es vielleicht für *D. grandiflorus* Blanco mit nach Brandis 6 cm Durchmesser haltenden Früchten und Flügeln, welche nicht wesentlich größer zu sein scheinen als bei *D. zeylanicus*. Hier dürfte Transportfähigkeit nur auf sehr kurze Entfernungen möglich sein.

Wichtig wäre, zu wissen, ob die Reifezeiten mit regelmäßig eintretendem stürmischem Wetter zusammenfallen. Aus dem offiziellen Report der Wetterwarte in Colombo 1) für 1908 entnehme ich folgendes: Im Südwesten Cevlons, welchem die tiefgelegenen, feuchten Wälder mit zahlreichen Dipterocarpaceen, besonders auch mit großfrüchtigen Dipterocarpus-Arten angehören, fallen nach den Beobachtungen in Puttalam, Ratnapura und Galle die durchschnittlichen größten täglichen Windgeschwindigkeiten auf den Juni. In Colombo selbst wird der Juni vom September übertroffen. Auch der Mai gehört zu den Monaten mit starken Winden. Die Zeit der Fruchtreife ist leider in Trimens Flora für keine der fünf ceylonesischen Arten angegeben. Für die Blütezeit werden die Monate Februar bis April genannt, der Februar aber nur für D. zeulanicus. Für Arten des indischen Festlandes finde ich folgende Brandisschen Angaben: D. alatus Roxb., D. pilosus Roxb., D. tuberculatus Roxb. und D. turbinatus Gärtn. blühen im April und reifen ihre Früchte im Mai, z. T. im April und Mai²). Danach beansprucht die Fruchtreife etwa 1 Monat und es könnte die Fruchtablösung wohl in den Mai und Juni fallen. Das könnte auch für Ceylon gelten, denn ich erhielt die frischen, noch nicht ganz reifen Früchte von D. xeylanicus um Mitte Mai, so daß die Angabe der Blütezeit im Februar vielleicht auf einem Irrtum oder einer Ausnahme beruht. Genauere Feststellungen wären besonders auch für die zahlreichen und z. T. besonders großfrüchtigen Arten Malesiens notwendig.

Die Bedeutung der drei kleinen Flügel ist wahrscheinlich sowohl die einer Verstärkung der Basis der großen Flügel, bzw. eine Sicherung gegen Abbrechen, als auch zugleich ein Abschluß der basalen Lücken zwischen denselben, so daß mit dem zwischen ihnen befindlichen, mit relativ unbeweglicher Luft erfüllten Raum gewissermaßen eine Verminderung des spezifischen Gewichtes der Nuß beim Fall im Luftraum gegeben ist. Ob dazu nicht auch vielleicht die infolge Besonnung stärkere Erwärmung der im vorliegenden Fall dunkelfarbigen (dunkelroten) Flügel und damit der eingeschlossenen Luft ein wenig beitragen könnte, entzieht sich zurzeit der Beurteilung³). Ebenso bleibt, wie noch manches andere, zu prüfen, ob

^{1) »}Report on the Colombo Observatory and the Meteorology of Ceylon for 1908«, Appendix, Table XII. Reihen für »Average Diurnal Velocity«.

²⁾ Brandis in »Indian trees«, S. 65 u. 66 u. in B. u. Gilg » Dipterocarpaceae« in Engler u. Prantl »Nat. Pflzfam.« III. 6, S. 257. D. tuberculatus reift seine Früchte im Mai, »bei Beginn der Regenzeit«, wo das Wetter bekanntlich besonders stürmisch zu sein pflegt.

³⁾ Brandis gibt die Farbe der Flügel als meist rot oder braun an.

Zur ökologischen Bedeutung der Flügel der Dipterocarpaceen-Früchte.

nicht auch schon die öfter dauernd sich erhaltende Stellung der zwei großen annähernd längsparallelen Flügel zueinander im Winkel von 36%, welcher durch ihre Entstehung aus dem 4. und 3. der 5 Kelchzipfel gegeben ist, eine Bedeutung für die Ausnutzung des Luftwiderstandes haben könnte. Mein Material reichte nicht aus, um zu erkennen, ob es sich botanisch lohnt, an die Beantwortung verschiedener solcher Einzelfragen näher heranzutreten.

Ob nicht die beiden mächtigen Flügel unter Umständen auch als »Richtorgane« für lotrechten Fall mit vorausgehender Nußspitze dienen »sollen«, um ein Eindringen in den weichen Boden zu erleichtern, worauf die auffallende Ausbildung dieser Spitze zu deuten scheint, kann natürlich nur in der Heimat der Art entschieden werden. Ebenso steht es mit der Frage, ob die Flügel möglicherweise auch zum Schutz des Keimlings dienen.

Zur Frage eines Richt- oder Steuerorgans wäre zu bemerken, daß die Idee einer gleichzeitigen Befähigung, zwei so verschiedenen und im Grunde entgegengesetzten Funktionen zu dienen, einmal dem beschleunigten und ein andermal dem verzögerten Fall, doch vielleicht bei näherer Überlegung nicht ganz so widersinnig erscheint, wie man im ersten Augenblick denken möchte¹).

Zum Schluß darf ich einen schon mehrfach ausgesprochenen Gedanken nicht ganz unerwähnt lassen, welcher für schwere, aus großer Höhe herabfallende Früchte nicht der Berechtigung entbehrt: daß Flügel in manchen Fällen vielleicht eher eine Hemmungsvorrichtung gegen zu wuchtiges und schädigendes Aufschlagen auf harten Boden als einen Verbreitungs- bezügl. Fernflugapparat darstellen könnten. Natürlich könnte der Apparat bei den schwerfrüchtigen Arten auch solchem Zweck dienen. Andererseits erscheint die Notwendigkeit eines solchen Schutzes für Bäume, welche, wie es scheint, allgemein auf relativ weichem, feuchten Boden wachsen, nicht allzu groß.

Trotz ihrer so auffälligen und äußerst selten vorkommenden Ausrüstung stellen die 2-flügeligen Früchte, wie sie sich bei einigen Dipterocarpaceen-Gattungen und bei der Hernandiacee Gyrocarpus Jacquini Roxb. ausgebildet finden, nur in morphologischem Sinn einen besonderen Typus unter den pflanzlichen Flugorganen dar. Funktionell schließen sie sich bei verhältnismäßig geringen Unterschieden in der Größe, Stellung und Krümmung der Flügel verschiedenen »Haupttypen« an und zwar besonders dem XI. und VII. Die mehrflügeligen Dipterocarpaceenfrüchte dürften wohl meist sich dem VII. Typus anschließen, manche vielleicht auch dem erstgenannten.

¹⁾ Für die Keimlingsschutzhypothese spricht die Angabe von Brandis (Engl. u. Pr. l. c., S. 252 u. Fig. 119 E), daß »die Frucht mit den zwei langen Flügeln noch lange anscheinend unverändert bleibt, nachdem die ersten Blätter sich schon entwickelt haben«, und die zitierte Abbildung einer keimenden Frucht von D. retusus Bl. - Daß in manchen Fällen ein Teil der reifen Früchte direkt um den Mutterbaum zur Keimung gelangt, beweist die Angabe des gleichen Autors, daß bei D. tuberculatus »Dickichte junger Pflanzen unter ihm aufwachsen«.

Erklärung der Tafel.

Photographische Gesamtaufnahme. Verkleinerung auf 1/2.2.

- 4. Reife Frucht von *Shorea* spec. (ohne Namen erhalten; vielleicht *Sh. oblangifolia* Thw.?). Die Farbe ist blaß gelbbraun (lederfarbig). Vom Botanischen Garten in Peradeniya erhalten wie alle folgenden.
- 2. Eine gleiche Frucht, noch am Fruchtzweig haftend.
- 3., 4., 5. Reife Früchte von *Hopea* spec. (unter dem Namen *Hopea faginea* erhalten; vielleicht *H. discolor* Thw.?). Farbe wie bei voriger.
- 6.—44. Früchte von *Dipterocarpus zeylanicus* Thw. Die Farbe ist dunkelrot. Die Früchte standen, wie auf dem Zettel bemerkt, kurz vor der Reife.

Die Früchte Nr. 7, 8, 9 und 40 dienten als Versuchsorgane und entsprechen den Nummern 4, 5, 6 und 2 der auf ihre Fallzeiten geprüften Exemplare der Tabelle im Text. — Bei Nr. 6 war die auffallende basale Spitze, welche bei allen übersandten Früchten vorhanden war, von mir zu Untersuchungszwecken abgeschnitten worden. — Nr. 44 ist ein schwach ausgebildetes Exemplar, welches noch an seinem Fruchtstandszweig festsitzt.